Vestnik zoologii, **34**(1–2): 3–10, 2000

УДК 612.833

МЕХАНИЗМЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ АУТОДЕСТРУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ И ЕГО КЛАССИФИКАЦИЯ

А. В. Калуев

Центр физиолого-биохимических проблем, ул. Чешская, 6/5, Киев, 01042 Украина

Получено 12 июня 1998

Механизмы возникновения аутодеструктивного поведения у животных и его классификация. Калуев А. В. — В концептуальной статье рассматриваются вопросы взаимоотношения агрессии, аутоагрессии и аутодеструкции у животных, анализируются трудности применения корректной терминологии при описании животной аутоагрессии и аутодеструктивного поведения животных, а также предлагаются подходы к построению детальной классификации аутодеструктивного поведения животных.

Ключевые слова: аутоагрессия, аутодеструктивное поведение.

Mechanisms of Animal Self-destructive Behaviour and its Classification. Kalueff A. V. — Paper discusses interrelationship between aggression, self-aggression and self-destruction in animals and analyses the existing problems of the use of correct terminology in the field of animal self-aggression and self-destructive behaviors. The paper outlines most common causes of self-aggression and offers an approach to a detailed classification of animal self-destruction.

Key words: self-aggression, self-destructive behaviour

Повреждение организмом собственного тела часто встречается в животном мире и отнюдь не является новой проблемой для специалистов, изучающих поведение животных (Тинберген, 1985; Шовен, 1972). Однако в специализированной литературе по данному вопросу отсутствуют как четкие критерии подобного поведения, так и систематизированные представления о факторах его возникновения. Более того, до сих пор не существует междисциплинарной классификации самоповреждающего поведения животных, и поэтому дальнейшая теоретическая разработка данных вопросов требует определенного внимания.

Одну из первых проблем при анализе аутодеструктивного поведения животных представляет использование четкой и корректной терминологии. В соответствующей литературе встречается множество терминов, в той или иной форме отражающих специфику самоповреждающего поведения у животных, в т. ч. self-destruction, self-aggression, self-injurous behaviour, self-mutilation, self-inflicted injury и т. д. (Kraemer et al., 1997; Souteyrand, Sarkis, 1985). И хотя почти все они довольно сходны по смыслу, целесообразность диктует необходимость сузить круг указанных терминов, выделив в нем наиболее значимые. Таковыми, на наш взгляд, являются аутоагрессия и аутодеструкция, взаимоотношения между которыми заслуживают отдельного рассмотрения. Под аутоагрессией (self-aggression) традиционно понимается присущее животным свойство в ряде ситуаций наносить повреждения собственному телу. Иногда аутоагрессию рассматривают несколько в другом значении — как своего рода запасенную негативную внутреннюю энергию животных, направленную на повреждение своего тела (Шовен, 1972; Мак-Фарленд, 1988). В ряде случаев обсуждается также "агрессивная" природа аутоагрессии, рассматривая последнюю как разновидность более общего понятия — агрессии (но направленную, в силу отсутствия соот-

ветствующего гетеро-объекта, на собственный организм). К сожалению, данная область этологии социального поведения животных на сегодня развита недостаточно. К примеру, в обстоятельных работах P. Brain, K. H. McAllister (1989) и В. И. Петрова и др. (1996) среди 50 описываемых разновидностей естественного социального поведения грызунов не нашлось места ни одному из показателей аутоагрессии. Подобная ситуация вряд ли может считаться правильной, и поэтому необходима корректировка ситуации путем проведения многофакторного сравнительного анализа агрессивного, социального и аутодеструктивного поведения животных самых разных видов.

Наконец, интересную точку зрения высказал на проходившей в мае 1998 г. в Киеве конференции по аутодеструктивному поведению А. М. Морозов (личное сообщение, 1998). В ряде случаев под аутоагрессией понимают самоповреждение с целью нанести своему организму вред, отличая такую аутоагрессию от аутодеструкции (представляющей собой самоповреждения, целью которых является извлечение организмом определенных выгод). При всей парадоксальности подобного утверждения, напомним, что в природе часто встречаются ситуации, когда отгрызание поврежденных конечностей в итоге позволяет животному спастись от смерти. Отбрасывание хвоста у ящериц также является примером самоповреждающего поведения, направленного на спасение собственного организма от гораздо большей угрозы быть пойманной хищником.

Вторым (и, вероятно, более известным) значением аутодеструкции является понимание его дословно — как сам факт ущерба, нанесенного целостности собственного тела (аутодеструкция как факт, как результат аутоагрессии), а также для описания степени тяжести подобного ущерба (табл. 1). Правомочно также использование понятия аутодеструкции и в некоторых других значениях, — например, для описания непосредственных действий животного по нанесению повреждений собственному телу (аутодеструкция как конкретный процесс).

Таблица 1. Классификация аутодеструктивного поведения животных
Table 1. Classification of animal self-destructive behaviours

Критерий	Разновидности аутодеструктивного поведения	Необходимые пояснения	Примеры (см. также в тексте)
1	2	3	4
Характер явления	• случайное	По неосторожности или в силу независящих внешних обстоя тельств	–
	• неслучайное (биологически обусловленное)	Все остальные случаи	–
Польза для организма	• целенаправленное нанесение своему организму вреда	При аутоагрессиной аутодеструкции	• см. в тексте
	• аутодеструкция, полезная для организма	–	• ампутация больного или поврежденного органа, отбрасывание хвоста у ящерицы
Объект направленности внутренней «деструктивной» энергии	• аутоагрессивное	Изначально энергия направлена на саму особь	• стрессорный груминг
	• гетероагрессивное	Изначально энергия направлена на другую особь, однако в силу объективных причин данное поведение не может быть реализовано	• агрессивные брачные ритуалы копытных в условиях ограничения их двигательной активности
Генетическая обусловлен-	• врожденное	–	• аутоагрессия как часть брачного ритуала (копытные)

ность	• приобретенное (ситуативное)	–	• стрессорный эксцессивный аутогруминг

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4
Способ реализации	• манипуляционное	При помощи каких-либо предметов или частей своего тела (когти, зубы и т. д.)	• самокусание, аутодеструктивный груминг
	• неманипуляционное	Основано на пассивном поведении животных	• «запрограммированная» гибель леммингов, «самоубийства» китов
Степень тяжести повреждений	• легкая аутодеструкция	–	• аутодеструктивный груминг, отбрасывание хвоста у ящериц
	• средняя аутодеструкция	–	• разгрызание подушечек лап (синдром Леша-Нихана у собак)
	• значительные повреждения тела	–	• ампутация поврежденных конечностей (грызуны, хищники)
	• деструкция, несовместимая с жизнью	–	• «запрограммированная» гибель леммингов, «самоубийства» китов
Наследуемость	• наследуемое	–	• синдром Леша-Нихана (у собак)
	• ненаследуемое	–	• ампутация поврежденных конечностей, стрессорный аутогруминг (грызуны, хищники)
Распространенность среди различных видов	• монотаксонная	Редко встречается в природе, ограничено представителями близких видов	• «самоубийства» китов
	• политаксонная	Широко распространено в природе, встречается у особей весьма далеких таксонов	• эксцессивный груминг как универсальная реакция на стресс у грызунов, хищников и целого ряда других животных
Внутренняя природа явления	• «внутреннее»	В силу внутренних для организма причин (патологии органов тела, гормональные нарушения)	• см. ниже
	• «внешнее»	При действии на организм внешних факторов различной природы	• см. ниже
Механизмы возникновения	• генетически запрограммированное	–	• ритуализированная аутоагрессия у копытных, отбрасывание хвоста у ящериц
	• вызванное нарушениями болевой чувствительности		
	• периферическая	см. в тексте	• расчесывание поврежденной кожи
	• промежуточная	см. в тексте	• хроническая деафферентационная боль
	• центральная	см. в тексте	• патологический чесательный рефлекс у грызунов
	• вызванное другими патофизиологическими механизмами	– гормональные нарушения	• см. в тексте
		– вирусные невриты	• см. в тексте
		– нейромедиаторные нарушения в мозге	• см. в тексте
		– другие причины	• см. в тексте

• вызванное стрессом	–	• стрессорный груминг

Таким образом, крайне важно определиться, что именно мы хотим классифицировать и попытаться построить целостную классификацию аутодеструктивного поведения животных, в соответствии с которой исследователи в данной и смежных областях смогут строже формализовать свои научные результаты.

Первый шаг к созданию подобной системы заключается в том, чтобы понимать различия между агрессией, аутоагрессией и аутодеструкцией (рис. 1). Так, в природе возможны ситуации, когда аутоагрессия и аутодеструкция у животных не совпадают (например, когда у животных имеется аутоагрессия без последующий аутодеструкции). Последнее возможно, если энергия аутоагрессии находит "выход" в виде смещенной активности, направленной на другие объекты (Мак-Фарленд, 1988; Rowell, 1961); исчезает самостоятельно при улучшении состояния самого организма или же трансформируется в другие формы поведения (бегство, пищедобыча, спаривание) при изменении внутренней мотивации животного или внешних факторов. С другой стороны, нередки ситуации, когда у животного отсутствует аутоагрессия, но формально наблюдается аутодеструкция. Например, это происходит, когда повреждение собственному телу животное наносит по неосторожности (т. н. случайная аутодеструкция). Хорошо также известны примеры генетически запрограмированной аутодеструкции без аутоагрессии (например, у самок муравьев, сбрасывающих крылья после брачного полета). Неслучайная аутодеструкция, однако, встречается в природе гораздо чаще и включает в себя остальные формы аутоагрессивного поведения, рассматриваемые далее в статье.

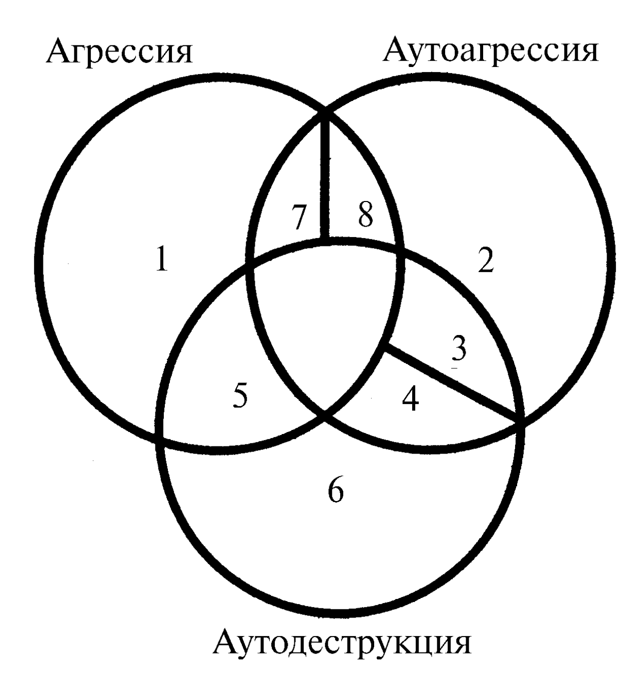


Рис. 1. Взаимоотношения агрессии, аутоагрессии и аутодеструкции (модель). 1 — гетероагрессия; 2 — аутоагрессия без деструкции; 3 — аутоагрессивная аутодеструкция; 4 — аутодеструктивная аутоагрессия; 5 — агрессивная аутодеструкция; 6 — случайная аутодеструкция; 7 — агрессивная аутоагрессия; 8 — аутоагрессивная агрессия.

Fig. 1. Interrelations between aggression, self-aggression and self-destruction (Model).

Ранее уже упоминалось о том, что аутоагрессия может иметь под собой "агрессивную" основу — то есть представлять собой гетероагрессию, не нашедшую выхода при атаке другой особи, и поэтому реализованную в виде повреждения собственного тела. Это, например, происходит у коней, находящихся на привязи и поэтому лишенных возможности атаковать других самцов в ходе брачного ритуала (Dohman et al., 1994). Аналогично, встречаются ситуации, когда животное, в силу тех или иных причин имея большой запас аутоагрессивной энергии, дает ей выход в виде смещенной активности, направленной не на себя, а на другой объект (например, на неживой предмет — перенесенная аутоагрессия). Как разновидность последней можно рассматривать и "перенос" аутоагрессивной энергии в форме направленной на другую особь агрессии — агрессивная аутоагрессия. Последнюю, однако, не следует путать с аутоагрессивной агрессией. Надежным критерием для разделения двух последних форм поведения, по-видимому, может служить тот факт, что для агрессивной аутоагрессии в принципе не имеет большого значения сам объект атаки, а гораздо важнее как можно скорее достичь желаемого результата — снять накопившуюся внутреннюю негативную энергию. В то же время, для аутоагрессивной агрессии определяющим является как раз объективная невозможность нанести направленное повреждение именно другой особи (без которой приступа подобного поведения не было бы вообще). Наконец, любопытна и неоднородность самой агрессивной аутоагрессии, которая может быть как видотипичной, так и неспецифической, носящей характер ненормального, эксцентричного поведения в силу общей гиперреактивности животных (Пошивалов, 1985).

Как уже отмечалось ранее, классификация аутодеструктивного поведения представляет собой особую задачу, т. к. это не было сделано ранее в силу большой разрозненности данных и отсутствия мультидисциплинарных подходов к данному вопросу. Аутодеструкцию и аутоагрессию классифицировать крайне сложно в силу разнообразия их форм и разновидностей, наблюдаемых как у особей одного вида, так и у представителей разных таксонов. Поэтому построение такой классификации принципиально возможно только в нескольких отдельных плоскостях. Например, классификация возможна по внешним признакам — по степени тяжести повреждений, нанесенных собственному организму, или по способу реализации животным своего аутодеструктивного поведения. При построении классификации может учитываться тот факт, что некоторые формы аутодеструкции встречаются сразу у многих, весьма отдаленных видов (например, аутодеструктивный стрессорный груминг), тогда как другие ее формы свойственны лишь отдельным видам или небольшому числу близких таксонов. Существуют и другие критерии для классификации данного поведения животных (табл. 1). Однако наибольший интерес вызывает классификация аутодеструкции в зависимости от причин ее возникновения.

Хорошо известно, что аутодеструкция у людей и животных может вызываться действием на организм сильного психического стресса (Крыжановский, 1996; Калуев, 1998; Kraemer et al., 1997). Однако в природе гораздо чаще аутодеструкция, как и агрессия, вызывается более простой причиной — появлением сильных болевых ощущений у животных (Буреш и др., 1991; Souteyrand, Sarkis, 1985; Narita et al., 1996). Соответственно, классификацию "болевой" аутоагрессии можно проводить в зависимости от того, в каком звене болевого анализатора возникают патологические процессы. Чаще всего наблюдается т. н. перифе-

рическая аутодеструкция, вызванная сильными болевыми импульсами от рецепторов тела при его повреждении. Гораздо реже встречается т. н. промежуточная аутодеструкция (спровоцированная нарушением нормального механизма передачи болевого сигнала от рецептора — например, при деафферентации нервов, проводящих болевой сигнал). У таких животных развивалась хроническая боль, в результате которой спустя 2 месяца после операции развивалось аномальное поведение — расцарапывание частично деафферентированных и выгрызание полностью деафферентированных зон конечностей. Стимуляция богатых серотонином зон мозга у крыс приводила к снижению аутодеструктивного поведения, вызванного деафферентацией (Souteyrand, Sarkis, 1985), тогда как введение "пептидов боли" вроде субстанции П усиливало болевую чувствительность на уровне болевой сигнализации в спинном мозге, приводя к усиленному кусанию лап и хвоста, а также сильным чесательным движениям у мышей (Narita et al., 1996).

Следует выделять также центральную болевую аутодеструкцию, вызванную патологическими продеструктивными процессами в отделах мозга, отвечающих за болевую чувствительность. Среди возможных механизмов здесь следует указать на нарушение в системе нейрогуморальных механизмов мозга, возникновение патологических очагов возбуждения и т. д. Например, Крыжановский (1996) для объяснения некоторых навязчивых, невыгодных для организма аутодеструктивных действий предлагает концепцию патологической системы на примере чесательного рефлекса. При определенных условиях после раздражения кожи в соответствующем отделе мозга может образоваться очаг патологического возбуждения центров чесательного рефлекса, вызывающего генерацию монотонных аутодеструктивных движений. Разумеется, предлагаемый механизм вполне можно распространить и на многие другие формы аутодеструктивного поведения животных.

По мнению ряда авторов, существуют крайне многообразные причины для появления аутодеструктивного поведения — хронические боли, стресс, кожные заболевания, вирусные невриты, судороги и т. д. (Dohman et al., 1994). Среди причин, провоцирующих аутодеструкцию, можно указать на такие патологические механизмы, как нейрохимические нарушения в организме. Так, например, введение в мозг грызунов 1 мкг адренокортикотропного гормона (АКТГ) приводит к тому, что животные проводят до 90% времени за грумингом; введение ряда других пептидов (вазопрессин, бомбезин) также вызывает навязчивое расчесывание кожи (Dunn, Berridge, 1987). При этом причина подобного патологического поведения была вызвана именно дисбалансом мозговых пептидов, а не пептидов периферии, так как продеструктивные эффекты АКТГ не зависели ни от кастрации, ни от удаления надпочечников (там же). АКТГ приводит к эксцессивному грумингу у птиц и некоторых других животных (Dunn, Berridge, 1987). Относительно аутодеструктивного груминга грызунов в виде кусания и расчесывания (Celis, Torre, 1993) имеются сведения, что его вызывают не только АКТГ, но и многие другие пептиды (альфа-меланоцин-стимулирующий гормон, эндорфины и др.). К аналогичным эффектам у целого ряда животных приводили также и сильные жесткие стрессоры — удары током, водная или пищевая депривация, тогда как введение в мозг животных антител к указанным пептидам снижают степень подобной аутодеструкции (Dunn, Berrige, 1987; Celis, Torre, 1993).

Нейромедиаторные дисфункции также могут вызывать у животных аутодеструктивное поведение. Так, введение L-ДОПА вызывает стереотипическое поведение и аутодеструкцию (Allen et al., 1998). Врожденную аутодеструкцию у собак в виде разгрызания подушечек лап (синдром Леша-Нихана) связывают со сверхчувствительностью D1 дофаминергических рецепторов (Maj et al., 1996; Pellicer et al., 1998; Stone et al., 1995). Инактивацией бета-адренорецепторов объясняют аутодеструктивный грумминг у грызунов Stone et al. (1995), отмечая также некоторое "субстратное" сходство с аналогичными деструктивными эффектами острого стресса.

На взаимосвязь нейрогуморальных нарушений и стрессорного аутодеструктивного поведения указывает и тот факт, что длительная социальная депривация вызывала аутодеструктивное поведение у обезьян на фоне пониженной активности серотониновой системы мозга (Kraemer et al., 1997). У коней аутоагрессия выражается в кусании и ударах конечностями других конечностей, боков туловища и хвоста, часто ассоциированное с потиранием, вокализацией и гиперчувствительностью к прикосновениям. Имеются основания говорить о наследовании данных состояний (Dodman et al., 1994). Аутодеструкция у копытных может появиться в результате сексуальной фрустрации (аутоагрессия как самонаправленная обычная межсамцовая агрессия?). Имеются сведения о роли гормональной регуляции подобного поведения. В частности, при кастрации описанные аутодеструктивные реакции животных исчезают (Line et al., 1985). Не исключено, например, что половые гормоны активируют в мозге центры удовольствия, тем самым закрепляя подобное аутодеструктивное поведение; другое возможное обяснение заключается в хорошо известном свойстве ряда гормонов снижать болевую чувствительность у животных (Dodman et al., 1994; Line et al., 1985).

В заключение подчеркнем, что обсуждаемые разновидности аутодеструктивного поведения животных и механизмы его возникновения, разумеется, далеко не ограничиваются приведенными. В частности, существует необходимость обратиться к анализу не только аутодеструкции позвоночных, но и рассмотреть аналогичное поведение в мире беспозвоночных, где подобному явлению также имеется множество известных примеров. Тот факт, что автор не является специалистом в области поведения беспозвоночных животных, не позволил углубиться в данной работе в анализ и классификацию проявлений их аутодеструктивности. Однако этот вопрос представляется важной и интересной проблемой, и не исключено, что в результате могут появиться новые категории аутодеструктивного поведения, дополняющие таблицу 1. Соответственно, следует приветствовать дальнейшую работу по совершенствованию и критической доработке предложенной классификации. Представляется особенно важным указать на необходимость 1) унификации соответствующей научной терминологии и 2) дальнейших исследований по изучению природы и механизмов животной аутоагрессивности с 3) привлечением данных о самом широком спектре организмов.

Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Дж. П. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения. — М. : Высш . школа, 1991. — 399 с.

Калуев А. В. Стресс, тревожность и поведение (актуальные проблемы моделирования тревожного поведения у животных). — Киев : Энигма, 1998. — 98 с.

Крыжановский Г. Н. Системные механизмы нервных и психических расстройств // Журн. психиатр. невролог. им. Корсакова. — 1996. — **6**. — С. 5–11.
Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. — М. : Мир, 1988. — 520 с.
Петров В. И., Григорьев И. А., Горбунов С. Г. Методика оценки зоосоциального поведения крыс // Экспер. клин. фармакол. — 1996. — **59**, № 4. — С. 65–69.
Пошивалов В. П. Фармакоэтология // Усп. совр. биол. — 1985. — **99**, № 3. — С. 263–478.
Тинберген Н. Поведение животных. — М. : Мир, 1985. — 292 с.
Шовен Р. Поведение животных. — М. : Мир, 1972. — 489 с.
Allen S. M., Freeman J. N., Davis W. M. Evolution of risperdon in the neonatal 6-hydroxydophamine model of Lesch-Nyman syndrome // Pharmacol. Biochem. Behav. — 1998. — **59**, № 2. — P. 327–330.
Brain P., McAllister K. H. Methods in Ethopharmacology // Boulton A., Baker G., Greenshaw A. J. Neuromethods (Psychopharmacology). — Clifton, NJ. : Humana Press, 1989. — P. 687–739.
Celis E. M., Torre E. Measurement of grooming behaviour / Conn P. M. Methods in Neuroscience (Paradigms for the study of behaviour). — San Diego; New York : Acad. Press, 1993. — P. 359–377.
Dunn A. J., Berridge C. W. Behavioral tests: their interpretation and significance in the study of peptide action / Boulton A., Baker G., Pittman Q. L. Neuromethods (Neuropeptides). — Clifton, NJ. : Humana Press, 1987. — P. 229–347.
Dodman N. H., Normile J. A., Shuster L., Rand W. Equine self-mutilation syndrome (57 cases) // J. Amer. Med. Assoc. — 1994. — **204**. — P. 1212–1223.
Kraemer G. W., Schmidt D. E., Ebert M. H. The behaviour neurobiology of self-injurous behavior in rhesus monkeys — current concept and relations to impulsive behavior in humans // Ann. NY Acad. Sci. — 1997. — **836**. — P. 12–38.
Line S. W., Hart B. L., Sanders L. Effects of prepubertal versus postpubertal castration on sexual and aggressive behaviour in male horses // J. Am. Med. Assoc. — 1985. — **186**. — P. 249–251.
Maj J., Rogoz Z., Skuza G., Mazela H. Neuropharmacological profile of EMD 57445, a sigma receptor ligfand with potential antipsychotic activity // Eur. J. Parmacol. — 1996. — **315**, № 3. — P. 235–243.
Narita M., Dun S. L., Dun N. J., Tseng L. F. Hyperalgesia induced by pituitary adenylate cyclase-activating polypeptide in the mouse spinal cord // Eur. J. Pharmacol. — 1996. — **311**, № 2–3. — P. 121–126.
Pellicer F., Buendia-Roldan I., Pallares-Trujillo I. Self-mutilation in the Lesch-Nyman syndrome: a corporal consciousness problem? // Med. Hypothesis. — 1998. — **50**, № 1. — P. 43–47.
Rowell R. G. Displacement grooming in the crayfish // Animal Behav. — 1961. — **9**. — P. 38–63.
Stone E. A., Manavalan S. J., Zhang Yi. Beta Adrenoreceptor blokade mimics effects of stress on moror activity in Mice // Neuropsychopharm — 1995. — **12**, № 1. — P. 65–71.
Singh Y., Jaiswal A. K., Singh M., Bhattacharya S. K. Behavioral effect of prenatal diazepam administration on anxiety patterns in rats // Indian J. Exper. Biol. — 1996. — **34**, № 11. — P. 1095–1099.
Souteyrand J. P., Sarkis D. Increase of self-mutilation behavior in forelimb deafferented rats, following stimulation of the dorsal raphe nucleus // Neuroscience Letters. — 1985. — **54**. — P. 135–139.